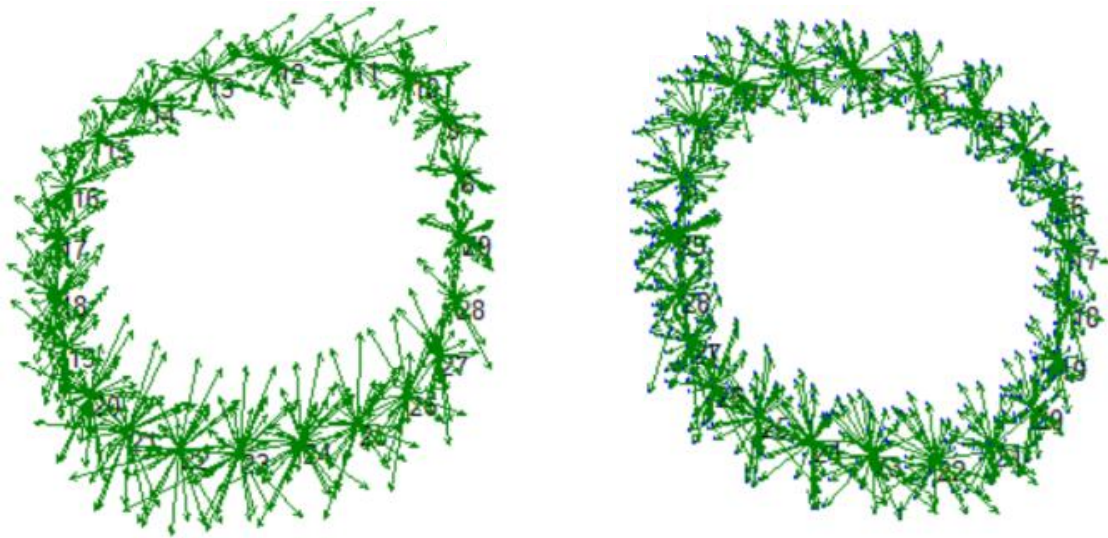


# ESTUDI I COMPARACIÓ DE L'ASIMETRIA APARELLADA EN ÒRBITES DE *Gorilla* I *Mandrillus* MITJANÇANT LA MORFOMETRIA GEOMÈTRICA

- TREBALL DE FINAL DE GRAU -



Francesc Romero i Torres

Tutor: Irene López Helguera

Departament de Ciència Animal

Data d'entrega: 28 / 06 / 2021

Curs 2020 - 2021



# ÍNDEX

---

RESUM.....	2
RESUMEN.....	3
ABSTRACT .....	4
1. INTRODUCCIÓ .....	5
1.1 Els primats .....	5
1.2 <i>Gorilla gorilla</i> .....	6
1.3 <i>Mandrillus leucophaeus</i> i <i>Mandrillus sphinx</i> .....	7
1.4 Anatomia òssia orbital.....	9
1.5 La morfometria tradicional i la geomètrica .....	10
1.6 La simetria als organismes .....	11
1.7 Justificació del treball .....	15
2. OBJECTIUS.....	16
3. MATERIAL I MÈTODES .....	17
3.1 Mostra .....	17
3.2 Obtenció de les imatges .....	17
3.3 Morfometria geomètrica.....	19
3.4 Anàlisi de les dades.....	21
4. RESULTATS.....	22
5. DISCUSSIÓ .....	26
6. CONCLUSIONS .....	30
7. AGRAÏMENTS.....	31
8. BIBLIOGRAFIA.....	32

## RESUM

---

Al món animal la simetria bilateral és freqüent, tot i que per la influència de factors genètics i ambientals durant el desenvolupament poden aparèixer asimetries entre els dos costats del cos. La simetria bilateral dels organismes es pot estudiar amb l'asimetria fluctuant (AF), l'asimetria direccional (AD) i l'antisimetria (AS). L'AF es considera com una eina per a valorar la inestabilitat del desenvolupament i es relaciona amb la presència d'estrès durant el desenvolupament de l'animal; l'AD és heretada i es pot utilitzar per detectar diferències funcionals i genètiques entre els dos costats; l'AS, essent la menys freqüent, permet estudiar la distribució bimodal de la direcció de l'asimetria dels individus d'una població.

En aquest estudi s'han utilitzat mètodes propis de la morfometria geomètrica per estudiar i comparar la presència d'AD, AF i AS a les òrbites oculars dels gèneres de l'ordre dels primats *Gorilla* (*Gorilla gorilla*) i *Mandrillus* (*Mandrillus leucophaeus* i *Mandrillus sphinx*). L'anàlisi s'ha dut a terme amb una mostra de 10 cranis ben conservats de cada gènere, procedents d'animals en captivitat, els quals s'han fotografiat i tractat digitalment per fer-ne el seu anàlisi morfomètric geomètric.

Amb l'anàlisi s'han detectat nivells d'AF estadísticament significatius en ambdós gèneres, essent major en *Gorilla*. Aquest fet es pot relacionar amb l'estrès de la captivitat i una major influència d'aquest en primats homínides que cercopitecins. D'altra banda, només *Mandrillus* ha presentat nivells significatius d'AD, la qual, a més, s'ha detectat lateralitzada cap a l'esquerra, que pot ser deguda a una lateralització masticatòria, ja que en comparació a *Gorilla*, les mandíbules són més llargues i requereixen una musculatura i uns punts d'ancoratge d'aquesta més potents. Finalment, no s'han detectat nivells significatius d'AS a cap gènere. Aquest resultat no ha estat inesperat, ja que aquesta és una asimetria infreqüent al món animal i no s'esperava detectar-ne a les òrbites dels gèneres estudiats.

**Paraules clau:** asimetria direccional, asimetria fluctuant, lateralització, primats, estrès.

## RESUMEN

---

En el mundo animal la simetría bilateral es frecuente, aunque por la influencia de factores genéticos y ambientales durante el desarrollo pueden aparecer asimetrías entre los dos lados del cuerpo. La simetría bilateral de los organismos se puede estudiar con la asimetría fluctuante (AF), la asimetría direccional (AD) y la antisimetría (AS). La AF se considera una herramienta para valorar la inestabilidad del desarrollo y se relaciona con la presencia de estrés durante el desarrollo del animal; la AD es heredada y se puede utilizar para detectar diferencias funcionales y genéticas entre los dos lados; la AS, siendo la menos frecuente, permite estudiar la distribución bimodal de la dirección de la asimetría de los individuos de una población.

En este estudio se han utilizado métodos propios de la morfometría geométrica para estudiar y comparar la presencia de AD, AF y AS en las órbitas oculares de los géneros de la orden de los primates *Gorilla* (*Gorilla gorilla*) y *Mandrillus* (*Mandrillus leucophaeus* y *Mandrillus sphinx*). El análisis se ha llevado a cabo con una muestra de 10 cráneos bien conservados de cada género, procedentes de animales en cautividad, los cuales se han fotografiado y tratado digitalmente para realizar su análisis morfométrico geométrico.

Con el análisis se han detectado niveles de AF estadísticamente significativos en ambos géneros, siendo mayor en *Gorilla*. Este hecho se puede relacionar con el estrés de la cautividad y una mayor influencia de éste en primates homínidos respecto los cercopitecinos. Por otro lado, solo *Mandrillus* ha presentado niveles significativos de AD, la cual, además, se ha detectado lateralizada hacia la izquierda, hecho que puede ser debido a una lateralización masticatoria, ya que en comparación a *Gorilla*, las mandíbulas son más largas y requieren una musculatura y unos puntos de anclaje de ésta más potentes. Finalmente, no se han detectado niveles significativos de AS en ningún género. Este resultado no ha sido inesperado, puesto que esta es una asimetría infrecuente en el mundo animal y no se esperaba detectarla en las órbitas de los géneros estudiados.

**Palabras clave:** asimetría direccional, asimetría fluctuante, lateralización, primates, estrés.

## ABSTRACT

---

In the animal world, bilateral symmetry is frequent, although due to the influence of genetic and environmental factors during development, asymmetries may appear between the two sides of the body. The bilateral symmetry of the organism can be studied with fluctuating asymmetry (FA), directional asymmetry (DA) and anti-symmetry (AS). FA is considered as a tool for assessing developmental instability and is related to the presence of stress during the animal's development; DA is inherited and can be used to detect functional and genetic differences between the two sides; AS, being the least frequent, makes it possible to study the bimodal distribution of the direction of the asymmetry of individuals in a population.

In this study methods from geometric morphometrics have been used to study and compare the presence of DA, FA and AS in the eye orbits of the genera of the order of the primate *Gorilla* (*Gorilla gorilla*) and *Mandrillus* (*Mandrillus leucophaeus* and *Mandrillus sphinx*). The analysis was carried out with a sample of 10 well-preserved skulls of each genus, from captive animals, which were photographed and digitally processed for morphometric and geometric analysis.

Statistically significant levels of FA have been detected in both genres, being higher in *Gorilla*. This fact may be related to the stress of captivity and a greater influence of this in hominoid primates than in cercopithecines. On the other hand, only *Mandrillus* has presented significant levels of DA, which, in addition, has been detected lateralized to the left, which may be due to a chewing lateralization, since in comparison to *Gorilla*, the mandibles are longer and require a stronger musculature and anchorage points. Finally, no significant levels of AS were detected in either gender. This result was not unexpected, as this asymmetry is not common in the animal world and was not expected to be detected in the orbits of the genera studied.

**Keywords:** directional asymmetry, fluctuating asymmetry, lateralisation, primates, stress.

# 1. INTRODUCCIÓ

---

## 1.1 Els primats

El concepte “primat” fa referència a l'ordre filogenètic on s'engloben un extens nombre d'espècies amb trets característics compartits, que alhora els diferencien de la resta de mamífers (Kowalewski et al., 2016). Aquests trets es poden resumir en cinc punts bàsics (entre d'altres): adaptacions per millorar la aprehensió, allargament dels membres posteriors respecte dels anteriors, millora del sistema visual, dentadura més associada a dietes frugívores o herbívores i presència de bulla auditiva (Kowalewski et al., 2016).

Filogenèticament, l'ordre dels primats es divideix en dos subordres: els Estrepsirinis (*Strepsirrhini*) i els Haplorins (*Haplorrhini*). Dins els Haplorins s'hi classifiquen les subfamílies dels Cercopitecins (*Cercopithecinae*), on hi trobem el gènere *Mandrillus*, i dels Hominins (*Homininae*), on trobem el gènere *Gorilla*. Aquestes subfamílies pertanyen al parvorde dels Catarrins (*Catarrhini*) (Fleagle, 2013). Les dues subfamílies citades presenten diferències tant en la interacció social com en el fenotip (Wilkins, 2015). Arrel d'això, les espècies incloses en aquests grups també presentaran aquestes variacions. Algunes d'elles seran detectables a simple vista, com el color del pelatge, i altres passaran més desapercebudes, com les asimetries del seu esquelet.

Les tres espècies objectes del present estudi pertanyen als gèneres *Gorilla* (*Gorilla gorilla*) i *Mandrillus* (*Mandrillus leucophaeus* i *Mandrillus sphinx*).

Cal remarcar que, segons la classificació de la IUCN, el Goril·la de l'oest (*Gorilla gorilla*) es troba en perill crític (Maisels et al., 2018), el Mandril (*Mandrillus sphinx*) en estat vulnerable (Abernethy & Maisels, 2019), i el Dril (*Mandrillus leucophaeus*) en perill (Gadsby et al., 2020). Degut a aquestes condicions de conservació, la supervivència d'aquestes espècies depèn, en part, dels centres zoològics, els quals ajuden a la seva conservació a través de programes específics. Per això el benestar i l'estrès patit durant el captiveri són factors importants a tenir en compte per assegurar que les condicions de captivitat són òptimes i que permeten obtenir el màxim rendiment dels programes dels centres de conservació (Pérez Padilla et al., 2013).

## 1.2 *Gorilla gorilla*

Els individus de l'espècie *Gorilla gorilla*, presenten diferències morfològiques respecte els seus congèneres els goril·les de l'est (*Gorilla beringei*). Els primers tenen un pelatge més curt i al cap hi tenen pèl de color marronós. A més, tenen la cara més arrodonida i el pit més estret. També presenten un clar dimorfisme sexual (Fig. 1). Als mascles destaquen la cresta sagital del cap, els grans ullals, el pes, la mida i el color platejat que tenen els individus dominants al llarg de tot el llom. Les femelles són de mida menor i no tenen les característiques esmentades del mascle.



Figura 1. Exemplars de *Gorilla gorilla*: mascle (esquerra) (Gorillas-World, 2015) i femella (dreta) (Gevaert, 2020).

Poden viure tant a boscos com a zones pantanoses, sobretot a ras de terra, tot i que també poden escalar arbres. La locomoció general és quadrúpede amb ajuda dels artells, però també tenen la capacitat del bipedisme. L'alimentació és a base de plantes herbàcies, fruita i petits insectes (Lang, 2005b).

De mitja, viuen en grups de 8 individus amb un mascle dominant, varies femelles i les cries. Els mascles que neixen, solen emigrar dels grups nats i ser solitaris, tot i que també s'han documentat grups de mascles sense femelles reproductores (Lang, 2005a). Hi pot haver comportaments agressius entre mascles i femelles, tot i que no solen causar lesions greus. Entre femelles no emparentades hi pot haver agressions més severes relacionades amb l'aparellament, i entre mascles, no hi sol haver agressions perquè la jerarquia és molt marcada. Entre ells, sobretot es donen quan hi ha competència per la dominància del grup. En aquesta espècie, el mascle reproductor és el dominant del grup.



Pel que fa a la reproducció, la femella la inicia arrufant els llavis i mantenint la mirada fixe al mascle mentre s'hi aproxima. També el pot pegar o tocar el terra davant seu. El mascle també la pot iniciar, i ho fa acostant-se a la femella tot mostrant-se. A part, també la toca i genera vocalitzacions i grunyits greus.

La comunicació en el gènere *Gorilla* és majoritàriament a través de sons vocals, tot i que no és la única via de la que disposen (també disposen d'expressions facials o moviments determinats) (Lang, 2005a).

### 1.3 *Mandrillus leucophaeus* i *Mandrillus sphinx*

El gènere *Mandrillus*, només conté les dues espècies que s'han estudiat en aquest treball, les quals es poden diferenciar amb les característiques morfològiques i com en els goril·les, presenten dimorfisme sexual (Fig. 2 i Fig. 3). A part de la coloració dels òrgans genitals i del pelatge (diferents en mascle i femella), les més rellevants tenen a veure amb el rostre. Els individus mascle de *Sphinx* presenten un morro allargat amb unes crestes inflades de color blavós a la part superior, a les que acompanyen un nas i llavis vermells. El rostre i crestes de les femelles poden anar de negre a rosat. Pel que fa als mascles de *Leucophaeus* tenen una coloració facial de color negre brillant, també amb les crestes d'aquest mateix color, i destaca el llavi inferior de color vermellós present als mascles i no a les femelles.



Figura 3. Exemplars de *Mandrillus leucophaeus*: mascle (dreta) (Films, 2013) i femella (esquerra) (Ruoso, 2015).



Figura 2. Exemplars de *Mandrillus sphinx*: mascle (dreta) i femella (esquerra) (Doptis/Shutterstock, 2018).

Ambdues espècies són majoritàriament terrestres. Sobretot utilitzen els sòls dels boscos on habiten, tot i que escalen arbres fàcilment. La locomoció és el quadrupedisme digitígrad, i no presenten bipedisme. Es poden alimentar a tots els estrats del bosc, sobretot als nivells més baixos i són més omnívors que en el cas dels goril·les, ja que s'ha documentat consum de llavors, fruites, insectes, fulles

verdes, bolets, cargols, ocells, ous i fins i tot, hi ha evidències de probable depredació respecte animals més grans com poden ser antílops petits (*Cephalophus dorsalis*) (Gron, 2009b).

En aquest cas, no està massa clara com és l'organització social en aquestes dues espècies. Alguns autors teoritzen que hi ha subunitats masculines que s'agreguen a unitats més grans, formant hordes. Altres que no hi ha subunitats, i que només hi ha presència de mascles a les hordes de forma estacional. Uns últims afirmen que grups petits s'agrupen diàriament formant-ne de més grans. En *M. sphinx* els grups són formats per centenars, fins a més 800 individus, i es creu que la dominància és establerta per les femelles, i que els mascles només apareixen en època reproductiva i llavors són solitaris. En *M. leucophaeus* els grups són menors i hi ha documentada la presència de grups únicament de mascles, així com agrupacions i dissolucions de grups formats per mascles i femelles.

En referència a la reproducció, la informació registrada correspon a grups captius de l'espècie *M. sphinx*. Les femelles de *M. sphinx* es mostren al mascle des de la llunyania i el miren cap endarrere per sobre l'espatlla. En el cas dels mascles, es sap que quan més grans són els canins de l'individu, més èxit reproductiu té.

A diferència dels animals del gènere *Gorilla*, els del *Mandrillus* utilitzen més mètodes de comunicació a part de les vocalitzacions, com les comunicacions facials (ensenyar les dents en el cas de *M. sphinx*), visuals (coloracions del cos) o fins i tot senyals odores (marcatge a través d'una glàndula esternal present en *M. sphinx* (Gron, 2009a).

## 1.4 Anatomia òssia orbital

Les òrbites són les estructures òssies del crani que delimiten les cavitats orbitàries, les quals contenen els globus oculars (Graue & Graue, 2015). Les òrbites dels primats presenten característiques que les diferencien de les de la resta de mamífers: estan centrades a la part frontal del rostre, mentre que en altres mamífers estan lateralitzades, i els ossos frontal i zigomàtic envolten completament les òrbites, formant el que s'anomena la barra post orbital, una estructura òssia única d'aquest ordre d'animals (O'Connell, 2020).

Com s'ha esmentat anteriorment, el parvordre dels Catarrins (*Catarrhini*) conté les subfamílies *Cercopithecinae* i *Homininae*, que alhora contenen els gèneres *Mandrillus* i *Gorilla*, respectivament. Els gèneres d'aquest parvordre presenten diferències a les òrbites, bàsicament, en la mida i la forma, però pel que fa a conformació òssia (Fig. 4) és la mateixa per les diferents espècies (O'Connell, 2020). Els ossos que conformen les òrbites en els gèneres *Mandrillus* i *Gorilla*, són: el frontal, el zigomàtic, el maxil·lar, l'esfenoide, el lacrimal i l'etmoide (O'Connell, 2020).

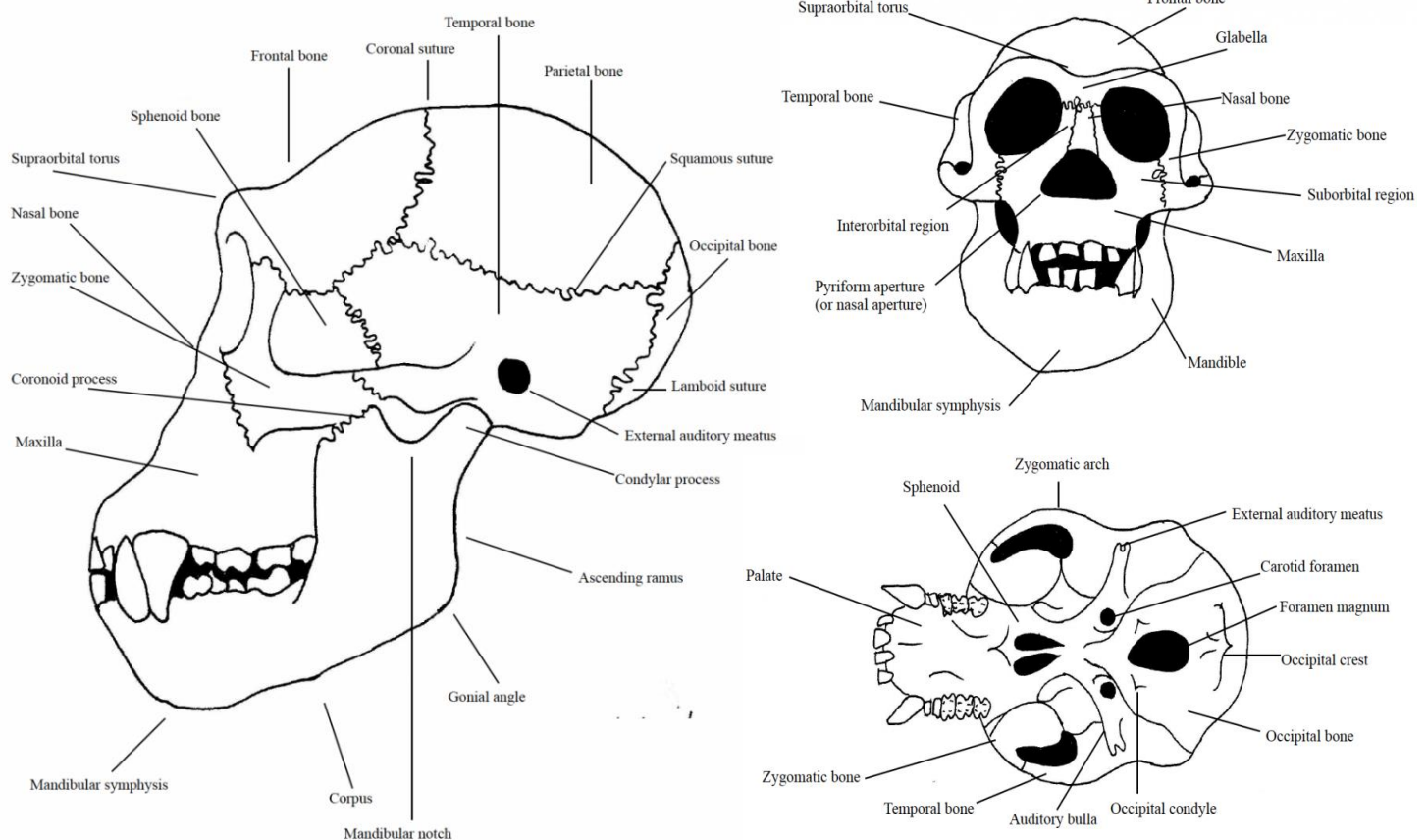


Figura 4. Conformació òssia d'un crani generalitzat de primat. Visions lateral (esquerra), frontal (dreta superior) i ventral (dreta inferior) (O'Connell, 2020).

## 1.5 La morfometria tradicional i la geomètrica

La morfometria es pot definir com l'estudi quantitatiu de la forma i és necessària per estudiar les formes de les estructures biològiques. Aquest mètode d'estudi examina la forma tenint en compte les tendències centrals, la variació, les diferències dins un grup i les associacions que tenen amb factors extrínsecs (Slice, 2007; Webster & Sheets, 2010). Tradicionalment, la morfometria es basava en variables lineals, amb mesures de distàncies i angles als organismes (Jaramillo, 2011; Klingenberg, 2015). Actualment, gràcies als avenços teòrics i computacionals, els procediments morfomètrics han evolucionat i han passat a utilitzar coordenades cartesianes de punts anatòmics (*landmarks*) per definir les mesures tradicionals (Slice, 2007).

Arrel d'aquesta evolució, la morfometria geomètrica es basa en punts de referència anatòmics (*landmarks*), i assumeix que les coordenades cartesianes d'aquests punts contenen informació essencial sobre la posició, orientació i morfologia dels individus. Per això, aquests mètodes s'utilitzen per analitzar i explicar la variació de la forma en estructures biològiques (Torcida et al., 2016).

L'argument principal per usar les coordenades dels landmarks en comptes de les distàncies lineals, és que les segones, en molts casos, no poden captar la configuració espacial de l'estructura. En canvi, el conjunt de coordenades cartesianes pròpies de la morfometria geomètrica no només aporta informació sobre la mida i la forma dels objectes, sinó que també sobre la posició i orientació relativa de les coordenades (Torcida & Pérez, 2012).

Així doncs, els mètodes que formen part de la morfometria geomètrica permeten conservar tota la informació de les estructures biològiques en l'adquisició, el processament i la anàlisi de formes. Es pot considerar com la unió entre la biologia i la geometria i s'ha convertit en una eina fonamental per l'estudi d'estructures fenotípiques (Celia et al., 2012).

Es pot entendre doncs, que la morfometria geomètrica és una eina útil per estudiar, entre altres, les simetries i asimetries de les estructures corporals en els organismes vius (Villalobos-Leiva & Benítez, 2020).

## 1.6 La simetria als organismes

Moltes estructures biològiques presenten simetria, que es pot definir com l'eix imaginari que travessa el cos d'un organisme pel centre i el divideix en dues parts idèntiques. Tot i això, les parts repetides als dos costats de l'eix no són còpies iguals, ja que presenten diferències a nivell morfològic o histològic (Torcida et al., 2016).

La simetria bilateral està present a la gran majoria de les espècies animals conegudes (Holló, 2015). Aquesta s'associa a la repetició de parts o estructures als dos costats del cos, tot considerant-les còpies en costats oposats del pla medià de l'individu. Es distingeixen dues formes de simetria bilateral: la aparellada (*matching symmetry*) i la objecte (*object symmetry*) (Fig. 5) (Klingenberg, 2015).

L'asimetria aparellada es refereix a les estructures presents a cada costat del cos com a còpies separades però que són imatges reflectides (ex. les mans dels humans). En aquesta cas, el pla de simetria no forma part de l'estructura. L'asimetria objecte fa referència a que l'estructura d'interès és simètrica en si mateixa (ex. la cara dels humans). En aquest cas, el pla de simetria sí que forma part de l'estructura perquè la travessa (Klingenberg, 2015). En el cas de les òrbites oculars, al ser unes estructures separades (no travessades) per un pla medial, presenten simetria aparellada.

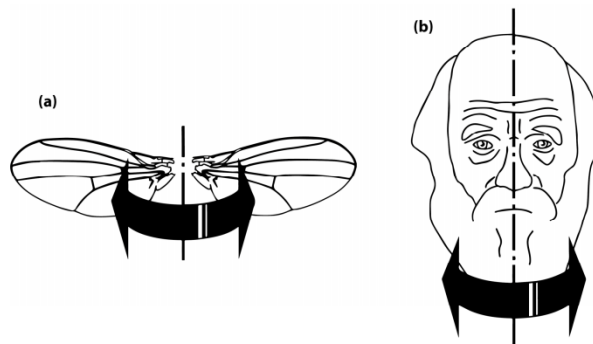


Figura 5. Exemples de l'asimetria aparellada (a) i la asimetria objecte (b) (Klingenberg, 2015).

L'estabilitat del desenvolupament és la capacitat que té un organisme de generar un fenotip concret en unes condicions genètiques i ambientals determinades (Klingenberg et al., 2001). Per contra, la inestabilitat del desenvolupament (ID) és la habilitat que té un organisme per produir canvis morfològics en el desenvolupament com a resposta de pertorbacions aleatòries (Benítez & Parra, 2011).

També es pot entendre com la incapacitat de l'organisme de formar una morfologia "prototip" quan es presenten un conjunt de condicions ambientals determinades (Pertoldi et al., 2006). Aquestes pertorbacions o errors poden conduir a una desviació de la simetria bilateral característica del cos (Klingenberg & McIntyre, 1998). S'esperaria, doncs, que en resposta a l'estrès ambiental es produïssin errors en els mecanismes del desenvolupament, incrementant d'aquesta forma la ID (Pertoldi et al., 2006).

En un sistema (organisme) que rep influències idèntiques al costat esquerra i dret de l'eix de simetria, s'esperaria una simetria perfecta entre ambdós costats (Benítez & Parra, 2011). Tot i això, en el procés natural de desenvolupament, sempre hi ha petites pertorbacions que tenen efectes acumulatius diferents als dos costats, pel que acaben provocant que els organismes presentin asimetria bilateral (Klingenberg, 2003).

L'asimetria, tant en la forma pura (*shape*) com en la grandària (*size*), és un patró molt estès en el món biològic (Palmer, 1996), i es pot descriure com la diferència que presenten els costats dret i esquerra dels individus d'una població, tot quantificant-ho amb la freqüència de distribució (Costa et al., 2015). En estructures bilateralment simètriques, la mida i la forma poden ser diferents als dos costats, pel que llavors es consideren bilateralment asimètriques (Parés-Casanova et al., 2020). En general, hi ha tres tipus d'asimetria bilateral: la direccional (AD), la fluctuant (AF) i la antisimetria (AS) (Fig. 6) (Costa et al., 2015).

L'AD és la tendència que té un caràcter per desenvolupar-se de forma diferent als dos costats del cos (Klingenberg, 2015), on la desviació es distribueix preferiblement en una direcció (Parés-Casanova et al., 2020). Aquesta asimetria es pot quantificar amb la diferència entre la mitjana del costat dret i esquerra, i la mitja resultant sempre difereix de zero. Generalment té una base genètica i no es considera que siguin degudes a estrès ambiental o del desenvolupament, sinó que és heretable (Parés-Casanova et al., 2020). Un exemple d'aquesta asimetria és la disposició dels òrgans interns en la majoria dels animals. En el cas dels humans, el cor sempre està lateralitzat cap al costat esquerra (Klingenberg, 2015).

L'AF sorgeix de desviacions aleatòries en l'expressió de caràcters bilaterals degut a imprecisions en els processos de desenvolupament (Klingenberg, 2015). Sol ser el resultat d'un estrès genètic o ambiental i es considera que és un indicador negatiu de l'habilitat que tenen els organismes per respondre a factors que afectin al desenvolupament (Parés-Casanova et al., 2020). Es pot quantificar com la diferència de l'asimetria de cada individu respecte la mitja de la asimetria direccional. Normalment s'associa a una distribució normal en forma de campana i amb una mitja que no difereix de zero. L'AF es considera una eina per mesurar la ID (Parés-Casanova, Ardiaca, et al., 2020) i molts estudis han relacionat la seva presència amb l'exposició a l'estrès (Klingenberg, 2015). Un exemple representatiu d'aquesta asimetria és la que es va detectar a la forma de les ales d' *Apis mellifera* a l'estudi de Smith i col. (Smith et al., 1997).

Per últim, l'AS és un patró d'asimetria on la majoria dels individus són asimètrics però difereixen en la direcció de l'asimetria. Com a resultat d'aquesta barreja, la distribució de les diferències sol ser bimodal (Klingenberg, 2015; Parés-Casanova, Castel-Mas, et al., 2020). Un exemple d'aquesta asimetria són alguns crustacis com els crancs violinistes (*Minuca pugnax*), els quals tenen una pinça d'una mida molt major que l'altre, que segons l'espècie d'aquest tipus de cranc, varia el costat on hi ha la pinça gran (Klingenberg, 2015).

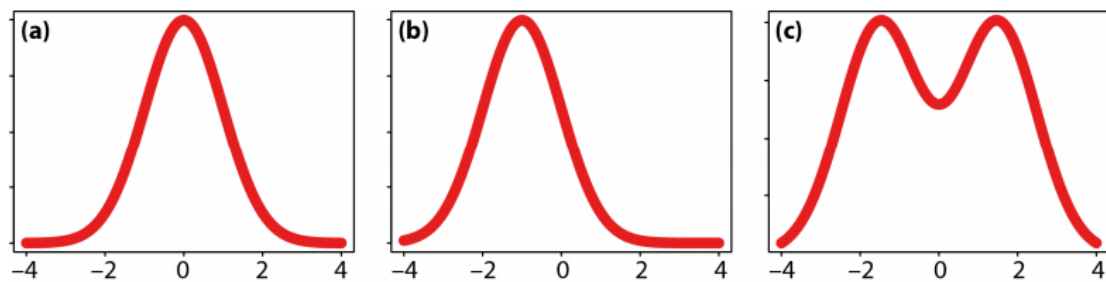


Figura 6. Distribució de freqüències de les diferències bilaterals (esquerra-dreta) dels tres tipus d'asimetria. (a) Asimetria fluctuant: les diferències esquerra-dreta segueixen una distribució en forma de campana amb una mitjana de zero; (b) Asimetria direccional: les diferències esquerra-dreta es distribueixen al voltant d'una mitjana que és diferent de zero. (c) Antisimetria: la distribució és bimodal, el que indica que la majoria dels individus són clarament asimètrics, però es pot esbiaixar a l'esquerra o a la dreta (Klingenberg, 2015).

Com s'ha comentat anteriorment, la morfometria geomètrica és un mètode que permet estudiar les estructures morfològiques a partir de la col·locació *landmarks* sobre aquestes. Els *landmarks* es poden classificar com a tipus 1, tipus 2, tipus 3 i *semi-landmarks* (Bookstein, 1991).



Els primers tres tipus de *landmark* són punts discrets que es poden localitzar amb precisió i de forma homòloga a diferents estructures anatòmiques dels individus estudiats (Klingenberg, 2015). Cada tipus de *landmark* s'associa a unes zones o tipus d'estructures en concret (Bookstein, 1991). Els *semi-landmarks* són diferents en el sentit que són punts discrets que s'utilitzen per fer els estudis sobre les estructures que presenten curvatura. Aquest permeten estudiar les formes complexes o corbes dels organismes, on els anteriors *landmarks* són escassos o absents (Zelditch et al., 2008).

Els *landmarks* es poden utilitzar per obtenir punts de referència i per indicar a un *software* informàtic d'anàlisi d'imatges, per on ha de plegar la mostra per tal d'obtenir l'eix de simetria entre dos plans. D'altra banda, els *semi-landmarks* es poden utilitzar per estudiar les òrbites dels cranis d'animals, com podrien ser els primats del gènere *Gorilla* i *Mandrillus*. Aquesta mètode ja ha estat utilitzat anteriorment, com per exemple, per part d' O.P. Choudhary (Choudhary, 2018) qui els va utilitzar per realitzar estudis morfomètrics a les òrbites de *Capra hircus* i on els *semi-landmark* van contenir la informació de la forma (*size* i *shape*) de les òrbites (Webster & Sheets, 2010).

Per extreure informació d'una forma (entenent-la com el conjunt format per la forma pura i la grandària) a partir dels *landmark* i *semi-landmark* és necessari realitzar una anàlisi general de Procrustes (AGP) per superposició, on les mostres són superposades entre elles per permetre veure'n les diferències. L'objectiu és determinar la variació en la forma de diferents mostres eliminant-ne els components de variació que no són propis de la forma. Per eliminar-los, es realitzen tres operacions sobre la imatge: la translació, el re-escalat i la rotació (Fig. 7) (Klingenberg, 2015).

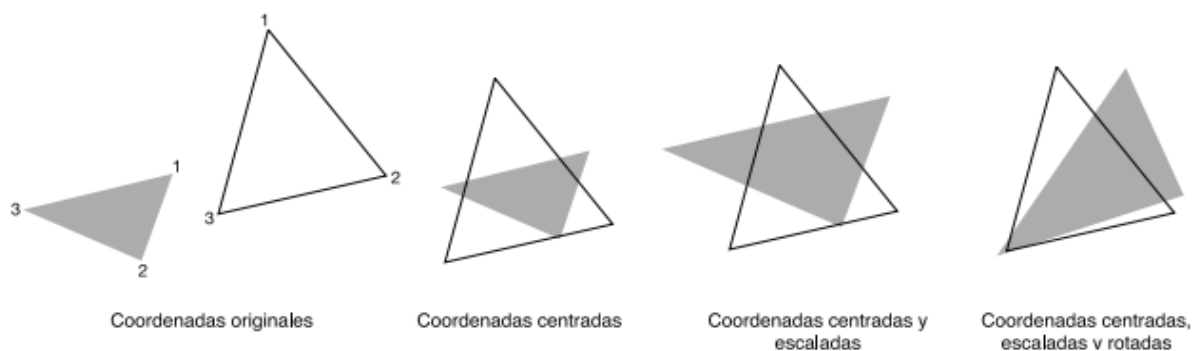


Figura 7. Representació gràfica dels tres passos per l'Anàlisi de Procrustes amb l'exemple de dos triangles: translació, re-escalat i rotació (Torcida & Pérez, 2012).



Amb l'APG, es pot determinar quina combinació de canvi d'escala, rotació i translació permet superposar de forma òptima les diferents configuracions de *landmarks* i *semi-landmarks* de cada figura. Mitjançant aquestes superposicions es poden revelar les veritables diferències entre les representacions de les estructures (Torcida & Pérez, 2012).

Un cop s'ha fet la superposició de les imatges (i per tant, també dels *landmarks*) de forma correcta, la suma de les distàncies quadrades entre els *landmarks* és el que reflecteix les diferències en la forma de les mostres (Klingenberg, 2015).

Aquestes desviacions obtingudes es poden usar com a variables de forma i es poden sotmetre a anàlisis multivariants per tal d'identificar i quantificar les disparitats entre les mostres. Les variables de forma esmentades són descriptors geomètrics invariants en posició, orientació i escala (Slice, 2007).

## 1.7 Justificació del treball

Anteriorment, a la Universitat de Lleida (UdL), ja s'han elaborat altres treballs de final de grau relacionats amb la morfometria geomètrica i la simetria, com són els d'Alice Stringini (Stringini, 2014), Jordi Ardiaca (Ardiaca, 2020) i Jordina Salas (Salas, 2020). Tot i això, aquest és el primer que es realitza en relació a les òrbites de primats i és una recerca plenament realitzada per l'autor, d'inici a fi, pel que no està relacionada amb cap línia de recerca oberta a la UdL.

Si bé ja hi ha alguns estudis on les òrbites del gènere *Gorilla* s'han estudiat, arribant a conclusions com que la morfologia d'aquestes proporcionen un camp visual menor que en humans (Denion et al., 2015) o que presenten una forma més quadrangular en comparació a la dels humans o a la del gènere *Pan* i que no presenten dimorfisme sexual (Schmittbuhl et al., 1999), la informació derivada d'estudis fets a partir de la morfometria geomètrica sobre aquesta estructura en aquest gènere i el de *Mandrillus*, és ínfima o gairebé inexistent, pel que l'autor pretén aportar nova informació al respecte.

## 2. OBJECTIUS

---

Degut a l'escassetat d'informació i d'estudis en l'asimetria de les òrbites de les espècies estudiades en aquest treball, l'autor pretén ampliar-la sobretot centrant-se en donar una explicació a les asimetries detectades a les òrbites de cada espècie (si és que es detecten) tot realitzant-ne una comparació entre elles. Aquest estudi, concretament, es planteja els següents objectius:

1. Realitzar un estudi morfomètric de les òrbites del gènere *Gorilla* i del gènere *Mandrillus*, detectant el tipus d'asimetria existent a cada gènere i quantificant-la per a la forma pura (*shape*) i per a la grandària (*size*), separadament.
2. Comparar les asimetries orbitals entre els dos gèneres.
3. Inferir les possibles causes de les asimetries, en cas de ser detectades.

### 3. MATERIAL I MÈTODES

---

#### 3.1 Mostra

En aquest estudi es van emprar un total de 20 cranis en bon estat de conservació procedents de la col·lecció d'osteologia del *Museu de Ciències Naturals de Barcelona*. Les mostres utilitzades corresponien a dos gèneres i tres espècies diferents de l'ordre dels primats: 10 mostres del gènere *Gorilla* (*Gorilla gorilla*  $n = 10$ ) i 10 del gènere *Mandrillus* (*Mandrillus sphinx*  $n = 7$ , *Mandrillus leucophaeus*  $n = 3$ ). Tots els cranis provenien d'animals criats i crescuts en captivitat.

Alguns cranis es van haver de descartar, i es va aplicar un criteri per fer-ho de forma ordenada. Aquest va ser la detecció de la presència d'alteracions que afectessin severament a l'òrbita (com traumatismes, malformacions o alteracions per part humana) i que impedissin el correcte estudi de l'estructura en qüestió. Els cranis considerats no aptes per l'estudi es van descartar prèviament i no es van tenir en compte dins el total de mostres a estudiar. Els cranis exclosos van ser dos, un de cada gènere.

#### 3.2 Obtenció de les imatges

Per obtenir imatges analitzables amb els softwares informàtics va ser necessari efectuar fotografies d'alta qualitat del pla frontal dels cranis. La realització d'aquestes imatges va ser clau en l'estudi, ja que es tractava de la matèria primera per obtenir resultats de qualitat.

Per fer les fotos es va utilitzar una càmera fotogràfica digital Canon EOS 1100D DSLR amb una lent Canon EFS 18-55 mm. Aquesta es va col·locar en un trípode a la mateixa alçada que els cranis, situats en posició Horitzontal Frankfurt (Suresh et al., 2018) sobre una taula. Per obtenir imatges ben centrades, la càmera es va orientar de tal forma que l'eix focal quedés paral·lel al pla horitzontal del terra i el crani al centre de la imatge. D'altra banda va ser necessari utilitzar un regle mètric, col·locat en un suport modelable (en aquest cas, plastilina negra) al costat del crani, per disposar d'una referència mètrica a l'hora d'analitzar de les imatges (Fig. 8).

A l'hora de prendre les imatges, el més important era obtenir fotos amb les òrbites el màxim de definides possible. Per aconseguir-ho es van haver de configurar

diferents paràmetres a la càmera. Es va reduir la sensibilitat al mínim (ISO 100) per disminuir el pixelat i guanyar qualitat d'imatge. També es va tancar el diafragma al màxim (F29) per guanyar profunditat de camp. Com que aquesta modificació va provocar una reducció en la velocitat de dispar de la càmera, també es va utilitzar el temporitzador (10s) i un auto-enfocament per evitar que la imatge resultant quedés moguda o borrosa. Val a dir que disposar d'una bona il·luminació va ser molt important, ja que quan més tancat està el diafragma, més llum directa sobre l'objecte es requereix al prendre fotografies. En aquest cas, la il·luminació de la pròpia sala va ser suficient per obtenir fotos de qualitat per l'estudi.

És important remarcar que el trípod va tenir un paper rellevant a l'hora de prendre les fotografies: no hi podia haver cap moviment a l'hora de disparar la càmera i aquesta tampoc es podia moure entre les diferents preses dins el mateix gènere, per tal de mantenir-la en la mateixa posició durant tota l'estona i preservar una distància regular de la lent als cranis a totes les imatges. El trípod va facilitar que la càmera quedés fixada en un punt, de manera que es va poder uniformitzar el mètode d'obtenció de les imatges a tots els cranis.

Degut a la diferència de mida notable entre els cranis de *Gorilla* i *Mandrillus*, es va haver de modificar l'alçada i distància de la càmera (regulant i movent el trípod) quan es van fer les fotografies de cada gènere. Amb aquesta modificació es van obtenir imatges similars de cada gènere tot i les diferències de mida que presenten els seus cranis.



Figura 8. Distribució dels diferents elements utilitzats en la sessió de presa d'imatges (Font pròpia).

### 3.3 Morfometria geomètrica

Un cop obtingudes les imatges, es van digitalitzar i s'hi van situar els *landmarks* i *semi-landmarks* per poder realitzar la posterior APG, i detectar així les possibles diferències de forma (*shape* i *size*) entre les diferents òrbites de cada gènere.

La digitalització de les imatges es va realitzar amb el software TpsUtil v. 1.40 (Rohlf, 2015). Un cop digitalitzades, es va utilitzar el programa TpsDig v. 1.70 (Rohlf, 2015) per poder situar de forma manual els *landmarks* i *semi-landmarks* sobre les imatges. Aquest mateix programa també va permetre ajustar els *semi-landmarks* tant com va ser possible al contorn orbital, per obtenir així uns resultats òptims.

Per poder realitzar l'estudi de la simetria de les òrbites es va assignar a cada una de les vint imatges obtingudes un total de 6 *landmarks* i 23 *semi-landmarks*, la gran majoria situats a l'esplacnocrani (Fig. 9). Els quatre primers landmarks (1 – 4) es van col·locar al pla medià dels cranis per l'estudi de la simetria. Aquests van ser els que van indicar al *software* per on plegar la imatge. Els dos últims landmarks (5 i 6), es van situar sobre el patró mil·limetrat (en aquest cas, un regle) per tenir una referència de mesura. Els *semi-landmarks* es van col·locar al contorn orbital, intentant mantenir una distància equitativa entre els punts i mirant de que a cada crani el resultat fos similar. A la Taula 1 es descriuen els *landmarks* i *semi-landmarks* utilitzats en aquest treball (Neaux et al., 2013):

Taula 1. Posició i definició dels landmarks i semi-landmarks col·locats als cranis analitzats (Font pròpia).

Landmark	Posició	Definició
1	<i>Prosthion</i>	Punt més anterior de la línia mitjana del procés alveolar maxil·lar
2	<i>Nasospinale</i>	Punt més anterior a la espina nasal
3	<i>Rhinion</i>	Punt de línia mitjana a l'extrem inferior de la sutura inter-nasal
4	Centre <i>Supraorbitale</i>	Punt central de l'arc supraorbital
5 i 6	Regle mètric	Referències de mesura
Semi-landmark	Òrbita	Al llarg de la circumferència orbital, situats amb una distància més o menys equitativa entre ells

Els *landmarks* i *semi-landmarks* es van assignar en el mateix ordre a cada una de les vint imatges per uniformitzar el procediment i minimitzar els errors de tipus humà. En primer lloc es van assignar els *landmarks* des de la part inferior del crani fins la superior, seguint l'ordre numèric esmentat. En segon lloc, els *semi-landmarks*, començant per l'ull dret de l'animal i en sentit antihorari i després a l'ull esquerra en sentit horari.



Figura 9. Localització anatòmica dels landmarks (en vermell, de l'1 al 6) i dels semilandmarks (en groc) en crani de Gorilla gorilla (esquerra) i en crani de Mandrillus leucophaeus (dreta) (Font pròpia).

Es van realitzar dues rèpliques, amb un interval de 15 dies entre elles, tant del procés de digitalització de les imatges, com de la situació dels *landmarks* i *semi-landmarks* a les imatges digitalitzades. Aquesta actuació també va ser per reduir i determinar (posteriorment) l'error humà a l'hora de col·locar els *landmarks* i *semi-landmarks*. Cal remarcar que tant la digitalització com la col·locació dels *landmarks* i *semi-landmarks* es van dur a terme el mateix dia en ambdues rèpliques.

Un cop realitzades ambdues rèpliques es va realitzar l'APG a ambdues, el mètode apropiat per estudiar les diferències de forma entre diferents estructures representades per configuracions de *landmarks* i *semi-landmarks* (Torcida & Pérez, 2012).

Per realitzar-lo es van aplicar les operacions de superposició de les imatges per tal d'obtenir el contorn de referència per a cada gènere. Aquest contorn, és la figura mitjana obtinguda després d'aplicar les operacions de re-escalat, rotació i translació a les figures i permet comprovar les diferències de forma entre les estructures subjectes d'estudi (en aquest cas, les òrbites oculars). En aquest procés els *semi-landmarks* també van ser convertits a *landmarks* (Klingenberg, 2015).

Així doncs, la informació sobre la variació de la forma és va extreure de l'APG i es va utilitzar com a base pel tractament de dades estadístic posterior tot seguint protocols establerts en l'estudi d'estructures òssies a partir de la morfometria geomètrica (Klingenberg, 2015).

### 3.4 Anàlisi de les dades

En aquest estudi s'ha utilitzat Procrustes ANOVA tal i com es va realitzar a l'estudi de la simetria (Klingenberg et al., 2002), per tal de quantificar la variació simètrica i asimètrica. S'ha considerat l'efecte "Side" com a indicador d'AD i la interacció "individual\*Side" per l'AF, i els resultats s'han registrat com a suma de quadrats (SS, "Sum of Squares") i mitja de quadrats (MS, "Mean Squares") que s'han considerat com a mesures adimensionals de segon grau. El test ANOVA s'ha aplicat també per avaluar l'error humà de mesura. Les dades s'han analitzat amb un nivell de significació estadística establert en 5% (Klingenberg et al., 2002).

A partir de l'anàlisi ANOVA s'han generat làmines de deformació amb *Lollipops* per la forma (*shape*). Aquestes han superposat a cada gènere, les òrbites dreta i esquerra, obtenint en total dues gràfiques. Les làmines han permès realitzar un estudi (a les òrbites de *Mandrillus* i *Gorilla* per separat) sobre la direccionalitat de les possibles desviacions (asimetries) presents a les òrbites. Mentre que la quadrícula de deformació ha indicat la tendència general de la deformació de les òrbites, els *Lollipops* han indicat la direccionalitat, en forma de vector, de cada landmark col·locat en aquesta estructura òssia. Aquest estudi ha estat útil per comprovar si hi ha alguna direccionalitat significativa en les possibles asimetries presents a nivell orbital a partir d'una representació gràfica de les desviacions presents a les òrbites estudiades.

Per estudiar la presència d'AS a les òrbites s'ha generat un Diagrama de vectors a partir de l'anàlisi ANOVA. En aquest diagrama s'han generat diferents vectors (que prenen els 360°) a cada *landmark* orbital per indicar el desplaçament tenint en compte tots els espècimens estudiats. S'han superposat els *landmarks* d'ambdós gèneres per ambdues òrbites, pel que s'han generat dos diagrames.

El nivell de confiança es va establir en el 95%. L'anàlisi de les dades es va fer amb el programari MorphoJ v. 1.07a (Klingenberg, 2019).

## 4. RESULTATS

---

Els resultats obtinguts a partir de l'anàlisi Procrustes ANOVA, evidencien que per la grandària o mida (*size*), no han aparegut resultats estadísticament significatius a cap dels dos gèneres (Taula 2), mentre que per la forma (*shape*) si que n'han aparegut, i als dos gèneres (Taula 3).

Al test ANOVA la MS de l'error per la forma (*shape*) és molt inferior a la interacció ind \* side tant en *Gorilla* com en *Mandrillus*. Això és indicatiu de que l'error que hi ha hagut a l'estudi no emmascara la presència d'asimetries, pel que les dades resultants de l'estudi presenten una bondat metodològica i es poden considerar fiables.

En *Gorilla*, referent a la forma (Taula 3), el factor Ind \* Side ha mostrat uns valors de MS 0,0001292660 (14,27%) i p-valor 0,0001, fet que és indicatiu de presència d'asimetria fluctuant a les òrbites d'aquest gènere.

En *Mandrillus*, referent a la forma (Taula 3), el factor Ind \* Side ha mostrat uns valors de MS 0,0001088723 (8,78%) i p-valor <0,0001, fet que és indicatiu de presència d'asimetria fluctuant a les òrbites. Altrament el factor Side ha presentat uns valors de 0,0005417636 (43,72%) i P < 0,0001, lo qual és indicatiu d'asimetria direccional, únicament present a les òrbites d'aquest gènere.

Comparant els resultats del factor Ind \* Side per la forma en ambdós gèneres (Taula 3), *Gorilla* ha presentat uns valors MS superiors a *Mandrillus*, fet que denota una major asimetria fluctuant a les òrbites del gènere *Gorilla*.

En la làmina de deformació de la superposició de les òrbites dreta i esquerra per la forma (*shape*), realitzada per cada gènere (Figura 10), s'ha pogut il·lustrar la tendència de la deformació d'aquestes estructures.

Pel que fa a la làmina (quadrícula blava), s'ha pogut observar com en el cas de *Mandrillus* hi ha una deformació superior al cas de *Gorilla*. En ambdós casos la desviació de la quadrícula ha estat cap a l'esquerra, ja que a la imatge, el costat dret correspon al lateral esquerra de l'animal, i viceversa. Aquesta deformació és indicativa de la presència d'asimetries a nivell orbital en ambdós gèneres, amb una tendència direccional cap a l'esquerra, sobretot en *Mandrillus*.



En referència a les branques de deformació o *Lollipop*s que inclou la làmina de deformació (Figura 10), s'ha observat com en *Gorilla* els *Lollipop*s tenen una mida menor que els de *Mandrillus*, indicant que la deformació o asimetria és major en aquest gènere que en *Gorilla*.

Observant la direcció d'aquests *Lollipop*s s'ha comprovat com en *Mandrillus* hi ha una tendència generalitzada dels landmarks a desviar-se cap a l'esquerra.

Concretament, en *Mandrillus*, els *Lollipop*s 1, 2, 3, 4, 5, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 22 i 23 estan encarats cap a l'esquerra, mentre que els 6, 7, 8, 9, 10, 17, 18, 19, 20 i 21 cap a la dreta. Hi ha hagut 3 *Lollipop*s més amb una direcció ben marcada cap a l'esquerra que cap a la dreta. Aquest resultat ha estat coherent amb la troballa d'asimetria direccional en *Mandrillus* a nivells significatius al test ANOVA.

En *Gorilla*, els *Lollipop*s 2, 3, 4, 5, 14 i 15 estan encarats cap a l'esquerra, mentre que els 6, 7, 8, 9, 10, 18, 19 i 20 cap a la dreta. La resta de *Lollipop*s han presentat una direcció vertical. En aquest cas hi ha 2 *Lollipop*s més encarats cap a la dreta, però en aquest gènere tots els *Lollipop*s tenen una mida molt petita, pel que la desviació no ha estat significativa.

Finalment, al diagrama de vectors (Figura 11), els vectors presents als *landmarks* de la part inferior de la òrbita dreta, els 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27 i 28, han presentat mides superiors a la resta de punts, tan de la mateixa òrbita com de la contrària. Tot i això, les mides dels vectors no han estat prou grans per considerar-se un resultat significatiu.

Per tant, al diagrama de vectors no s'ha detectat antisimetria a cap de les dues òrbites ja que cap dels vectors (*landmarks*) no ha presentat una tendència marcada a una direcció determinada. Arrel d'això, el diagrama obtingut ha resultat ser normal i no és compatible amb la presència d'antisimetria a les òrbites dels individus dels gèneres estudiats.

Taula 2. Resultats del test Procrustes ANOVA per a la grandària. "Side" – Asimetria direccional; "Ind\*Side" – Asimetria fluctuant; SS – "Sum of Squares"; MS "Mean Squares"; Df – Graus de llibertat.

Gorilla, Centroid size (mida)

<i>Efecte</i>	<b>SS</b>	<b>MS</b>	<b>Df</b>	<b>F</b>	<b>P (param.)</b>
<i>Individual</i>	2135,710855	237,301206	9	18,28	<.0001
<i>Side</i>	11,206943	11,206943	1	0,86	0,3770
<i>Ind * Side</i>	116,817298	12,979700	9	0,67	0,7296
<i>Error 1</i>	389,854691	19,492735	20		

Mandrillus, Centroid size

<i>Efecte</i>	<b>SS</b>	<b>MS</b>	<b>Df</b>	<b>F</b>	<b>P (param.)</b>
<i>Individual</i>	5209,091253	578,787917	9	59,55	<.0001
<i>Side</i>	7,634839	7,634839	1	0,79	0,3985
<i>Ind * Side</i>	87,476756	9,719640	9	0,05	1,0000
<i>Error 1</i>	3718,367938	185,918397	20		

Taula 3. Resultats del test Procrustes ANOVA per a la forma. "Side" – Asimetria direccional; "Ind\*Side" – Asimetria fluctuant; SS – "Sum of Squares"; MS "Mean Squares"; Df – Graus de llibertat.

Gorilla, Procrustes ANOVA, Shape

<i>Efecte</i>	<b>SS</b>	<b>MS</b>	<b>Df</b>	<b>F</b>	<b>P (param.)</b>
<i>Individual</i>	0,19924485	0,0005271028	378	4,08	<.0001
<i>Side</i>	0,00651336	0,0001550799	42	1,20	0,1920
<i>Ind * Side</i>	0,04886255	<b>0,0001292660</b>	378	1,37	<b>0,0001</b>
<i>Error 1</i>	0,07915212	0,0000942287	840		

Mandrillus, Procrustes ANOVA, Shape

<i>Efecte</i>	<b>SS</b>	<b>MS</b>	<b>Df</b>	<b>F</b>	<b>P (param.)</b>
<i>Individual</i>	0,19259113	0,0005095004	378	4,68	<.0001
<i>Side</i>	0,02275407	<b>0,0005417636</b>	42	4,98	<b>&lt;.0001</b>
<i>Ind * Side</i>	0,04115373	<b>0,0001088723</b>	378	1,38	<b>&lt;.0001</b>
<i>Error 1</i>	0,06620061	0,0000788103	840		

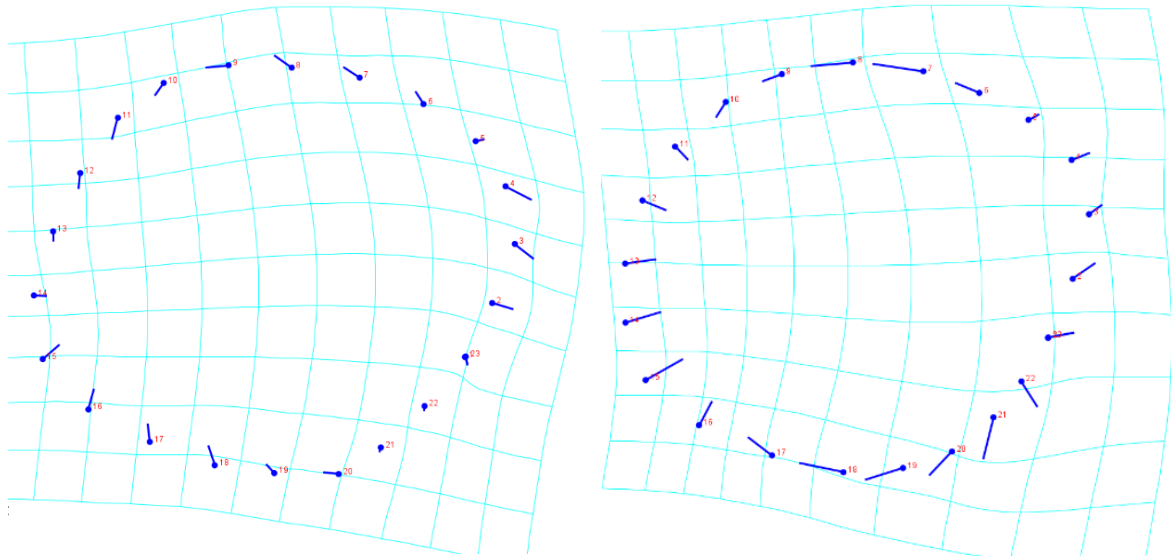


Figura 10. Làmines de deformació de la superposició dreta i esquerra per la forma (shape) amb Lollipops per les òrbites dels gèneres estudiats: Gorilla (esquerra) i Mandrillus (dreta).

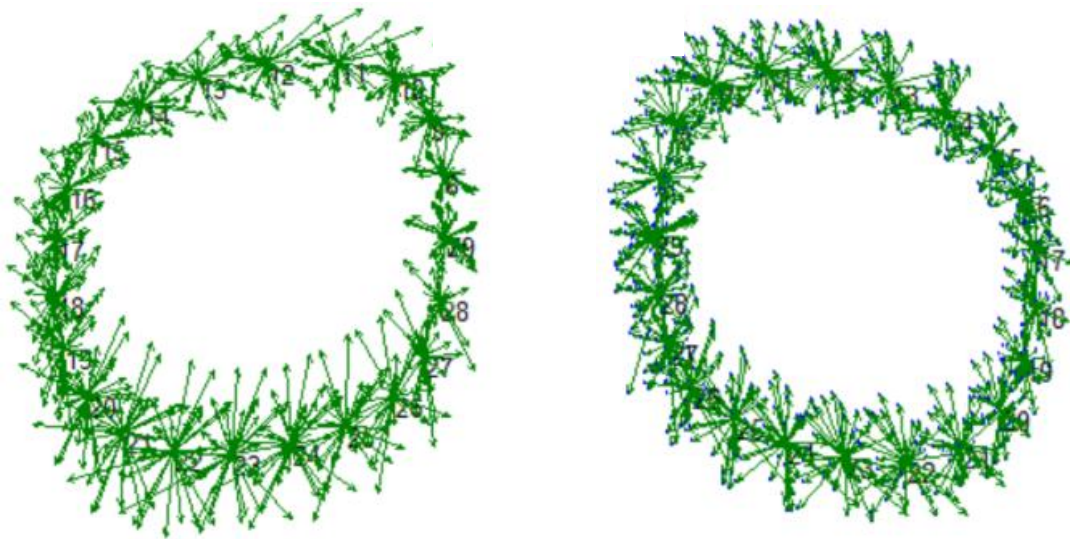


Figura 11. Diagrama de vectors on apareixen superposades les òrbites dreta (esquerra) esquerra (dreta) d'ambdós gèneres.

## 5. DISCUSSIÓ

---

La mida (*size*) de les òrbites dels individus estudiats ha resultat ser molt similar a nivell intra-individual, pel que també es pot considerar que ho és el volum i la superfície oculars. La variació de mida entre les dues òrbites ha estat d'entre un 1% (en *Mandrillus*) i un 4% (en *Gorilla*). Lieger i col. van determinar que la diferència de volum entre les òrbites dels humans a nivell intra-individual correspon, aproximadament, a un valor del 2% (Lieger et al., 2019), pel que en el present estudi, es pot considerar la diferència detectada com a un patró anatòmic normal que donaria lloc a mides orbitals similars dreta – esquerra.

Tot i no haver detectat asimetries pel que fa a la mida de les òrbites, les asimetries detectades en la forma orbital dels espècimens estudiats dels gèneres *Gorilla* i *Mandrillus* exemplifiquen l'afirmació de que tot i que els organismes aparentin ser bilateralment simètrics, sol aparèixer asimetria bilateral (Klingenberg, 2003).

La forma pura (*shape*) de les òrbites dels individus estudiats presenta asimetria significativa en ambdós gèneres. Aquesta asimetria però, ha resultat ser diferent per a cada gènere i per tant, cada una mereix una valoració i justificació diferent.

Només s'han detectat nivells significatius d'asimetria direccional al gènere *Mandrillus*. Powell i col. afirmen que els antropoides presenten una asimetria facial que va relacionada amb la capacitat de generar expressions facials complexes i asimètriques (Powell et al., 2018). Aquesta asimetria, almenys en aquest estudi, no ha quedat reflectida a les òrbites del gènere *Gorilla*, considerat antropoide. La reflexió és que si l'asimetria present a *Mandrillus* estigués relacionada amb la capacitat de generar expressions facials (com afirma Powell en referència als antropoides), s'hauria esperat també que es presentés en *Gorilla*, i això no ha resultat així. Per això, es considera que la justificació de l'AD present en *Mandrillus* ha de recaure en un altre element.

La masticació freqüentment genera lateralitzacions funcionals als mamífers, incloent els primats (Ginot et al., 2018; Mizumori et al., 2003; Parés-Casanova & Bravi, 2014; Parés-Casanova & Cabello, 2020; Vinyard et al., 2008). Arrel d'això, en aquest estudi es proposa la funció masticatòria lateralitzada del gènere *Mandrillus* com la causa de l'asimetria direccional a les òrbites d'aquest mateix gènere. Una de

les varies diferències presents entre els rostres dels gèneres estudiats és que els espècimens de *Mandrillus* tenen unes mandíbules més grans i allargades que els del gènere *Gorilla*. Aquest increment en la mida de les mandíbules genera que *Mandrillus* presenti un esplanocrani més allargat que *Gorilla*. Fàcil i ras, es podria dir que *Mandrillus* té un “musell” més allargat que podria recordar al d’un gos, mentre que *Gorilla* té un rostre més aplanat que recordaria més al d’un humà.

L’allargament de l’esplanocrani en *Mandrillus*, estructura on hi recau, entre d’altres, la funció masticatòria, requeriria una musculatura masticatòria més potent i desenvolupada. Per tant, és lògic pensar que aquest increment en la potència de la masticació exigeixi punts d’ancoratge muscular més potents als ossos de la cara. En relació a això, cal remarcar que en primats, hi ha músculs de la funció masticatòria que tenen punts d’ancoratge associats al contorn orbital (Barone, 1990).

Arrel d’això, és fàcil concloure que quan més potents siguin els punts d’ancoratge de la musculatura masticatòria d’un primat, més capaços seran de generar deformitats i asimetries al contorn orbital. Aquesta justificació explicaria que aparegués l’asimetria direccional en *Mandrillus* però no en *Gorilla*. Alhora, aquest raonament es pot fonamentar també en la dieta d’ambdós gèneres. Mentre que *Gorilla*, tot i ser omnívor, té una dieta basada majoritàriament al consum de vegetals (Lang, 2005b), *Mandrillus* és un gènere amb una dieta molt més omnívora, on en alguns casos fins i tot consumeix carn d’origen animal (Gron, 2009b). És lògic pensar, doncs, que en un gènere on hi ha un consum d’aliments molt més variat, també hi haurà més varietat en la duresa d’aquests aliments, i per tant, es requerirà una capacitat masticatòria més versàtil. Aquesta versatilitat *Mandrillus* l’aconseguiria amb un esplanocrani més allargat que li proporcionaria més potència a la masticació. Tanmateix també es pot recolzar en l’estudi de Powell i col. on es descriu que ambdós gèneres presenten els mateixos músculs al voltant de les òrbites però difereixen en la forma i en la mida així com en la funció principal (Powell et al., 2018). Mentre que en *Macaca* (el gènere més pròxim a *Mandrillus* dins l’estudi esmentat) els músculs que es troben englobant les òrbites es relacionen amb una funció masticatòria, en *Gorilla* només són músculs relacionats amb l’expressió facial.

Arrel de totes aquestes justificacions això, es pot relacionar la presència d’asimetria direccional al gènere *Mandrillus* amb aquest desenvolupament superior de la

musculatura masticatòria, relacionada a un allargament adaptatiu de l'esplacnocrani. Aquesta musculatura, al exigir punts d'ancoratge més forts, presumptament, generarà l'asimetria direccional a les òrbites de *Mandrillus* amb el pas del temps i l'actuació de la musculatura masticatòria. Tanmateix, aquesta mateixa justificació serviria per explicar perquè en *Gorilla* no s'han detectat nivells significatius d'asimetria direccional a les òrbites.

Els resultats obtinguts amb l'anàlisi de procrustes han mostrat asimetria fluctuant amb valors significatius en ambdós gèneres. Com s'ha comentat anteriorment, l'asimetria fluctuant es sol utilitzar per determinar el grau d'estabilitat del desenvolupament, actuant com a un indicador negatiu: si hi ha asimetria fluctuant es relaciona amb la presència d'estrès durant el desenvolupament de l'animal (Auffray et al., 1999). En aquest estudi, aquests resultats es poden relacionar a la inestabilitat del desenvolupament que ha generat la captivitat dels individus.

Tant els individus estudiats de *Gorilla* com *Mandrillus* són d'espècies salvatges no domesticades i provinents de nuclis zoològics. En aquest tipus d'animals caldria esperar que la captivitat els generi un estrès de tipus patològic, que és correspon als resultats obtinguts. També cal remarcar que hi ha molts factors que poden afectar al benestar dels animals salvatges que es troben en estat de captivitat. La presència de persones desconegudes, els seus moviments, sons i olors poden generar una resposta d'estrès que afecta negativament al benestar dels animals en qüestió (Salas & Manteca, 2017). Tenint en compte que els animals estan exposats al públic durant llargs períodes al cap de l'any, s'entén que són animals que també han estat sotmesos a l'estrès durant molt de temps. És lògic pensar doncs, que l'estrès perllongat que ha generat el captiveri hagi influït negativament a l'estabilitat del desenvolupament, tot generant l'asimetria fluctuant a les òrbites dels individus estudiats. Altrament, dins l'asimetria fluctuant cal remarcar que en el gènere *Gorilla* ha estat molt més significatiu que en *Mandrillus*. Es podria hipotetitzar que aquest fenomen es deu a què els primats de la família *Hominidae* pateixen més l'estrès de la captivitat que no els de la família *Cercopithecidae*. Aquest, és un tema que requereix ser estudiat a mode independent per poder obtenir resultats que donin validesa a la hipòtesi esmentada.

Aquests resultats són un indicador més de que cal tenir en compte l'estrès que pateixen els individus d'espècies no domesticades quan estan en captivitat, i que per tant, cal aplicar al màxim les mesures per pal·liar els efectes de l'estrès al benestar dels animals.

Per acabar, l'autor creu necessari que es realitzin més estudis en relació al captiveri d'aquestes espècies i com es manifesta l'estrès que aquest genera en elles.

D'altra banda aquest treball es podria ampliar i seguir estudiant en profunditat alguns resultats obtinguts a l'estudi. Un exemple podria ser investigar si el fet de que els individus del gènere *Mandrillus* han mostrat una lateralització de l'asimetria direccional a les òrbites cap a l'esquerra podria ser indicatiu del predomini de l'hemisferi dret (sistema nerviós autònom simpàtic) sobre l'esquerra. Un altre exemple podria ser estudiar quina sensibilitat a l'estrès té cada gènere i com es relaciona aquesta amb la proximitat filogenètica a l'home, és a dir, si quan més pròxim és una espècie a *Homo sapiens* més pateix l'estrès i per què. L'autor creu que el bipedisme i un elevat índex d'encefalització d'una espècie animal pot anar lligat a una major sensibilitat a l'estrès amb unes majors conseqüències associades.

Finalment, l'autor proposa realitzar aquest mateix estudi amb un major volum mostral per corroborar els resultats obtinguts, així com també proposa realitzar-lo amb altres ossos o fins i tot altres espècies de primats en captivitat.

## 6. CONCLUSIONS

---

Els resultats del present estudi, subjectes a la discussió, han mostrat que:

1. No s'han detectat diferències significatives pel que fa a la mida (*size*) de les òrbites. Si que s'han detectat diferències significatives pel que fa a la forma pura (*shape*) de les òrbites.
2. Aquestes diferències no s'han manifestat en forma d'AS. Aquest fet era d'esperar, ja que és un tipus d'asimetria molt escassa al món animal.
3. L'AF ha estat significativa en ambdós gèneres, tot i que el gènere *Gorilla* n'ha presentat uns nivells més elevats. En els dos casos, podria ser derivada de l'estrès de captivitat, ja que ambdós gèneres són animals que pateixen estrès quan estan en captivitat i aquest estrès pot ser que quedi reflectit al contorn orbital dels individus en forma d'AF.
4. L'AD ha estat significativa al gènere *Mandrillus*, però no en *Gorilla*. La tendència de la lateralització ha estat cap a l'esquerra, i sobretot centrada al vorell lateral de l'òrbita, fet que es podria explicar per una lateralització masticatòria.



## 7. AGRAÏMENTS

---

Aquest estudi no hauria estat possible sense la participació i col·laboració de varies persones, a les quals els vull agrair la seva contribució al meu treball de final de grau.

En primer lloc, donar gràcies a Pere-Miquel Parés i Casanova pel temps que ha dedicat al meu aprenentatge, a resoldre tots els meus dubtes, i a guiar-me a l'hora de poder realitzar l'estudi. Ben sabut és que es tracta d'un investigador constant, creatiu i professional, i és un privilegi i un honor haver-lo pogut tenir de tutor en aquest treball.

Agrair també la col·laboració en aquesta investigació a Javier Quesada, conservador de vertebrats al Museu de Ciències Naturals de Barcelona, al Laboratori de Natura. Ell és qui va facilitar tant els cranis de la col·lecció, com les instal·lacions per poder realitzar les fotografies, proporcionant tot el que fes falta per poder dur a terme un treball de qualitat.

Finalment, valorar i apreciar tot el suport rebut durant tots els anys d'estudi i durant el temps d'elaboració del treball per part de familiars, parella, amics, companys i professorat de la Universitat de Lleida, ja que sense ells aquesta etapa no hauria estat tant idònia i memorable.

## 8. BIBLIOGRAFIA

---

- Abernethy, K., & Maisels, F. (2019). *Mandrillus sphinx*, *Mandrill* (Número The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T12754A17952325). <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T12754A17952325.en>
- Ardiaca, J. (2020). *Patrons de simetria i asimetria en plastró de tortuga d'orelles grogues (Trachemys scripta scripta)* [Universitat de Lleida]. <http://hdl.handle.net/10459.1/69437>
- Auffray, J. C., Debat, V., & Alibert, P. (1999). Shape asymmetry and developmental stability. *On growth and form: spatio-temporal pattern formation in biology*, 1, 309–324.
- Barone, R. (1990). *Anatomia comparada de los mamíferos domésticos T.1 -Osteologia Parte 2 Atlas Cabeza* (H. S. Editorial (ed.); 1a ed.).
- Benítez, H. A., & Parra, L. E. (2011). Asimetría Fluctuante: Una herramienta morfofuncional para Medir Estabilidad del Desarrollo. *International Journal of Morphology*, 29(4), 1459-1469. <https://doi.org/10.4067/s0717-95022011000400066>
- Bookstein, F. L. (1991). Chapter 3: Landmarks. En *Morphometric Tools for Landmark Data* (Cambridge). The press syndicate of the university of Cambridge. [www.cambridge.org/9780521383851](http://www.cambridge.org/9780521383851)
- Celia, C., Claudio, D., & Rolando, G.-J. (2012). *Posicionamiento Automático de Landmarks Anatómicos en Ojos*. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/23647>
- Choudhary, O. P. (2018). Morphometrical studies on the orbit of goat (*Capra hircus*) of mizoram. En *Ruminant science* (Vol. 7, Número 1). [https://www.researchgate.net/publication/329139647\\_MORPHOMETRICAL\\_STUDIES\\_ON\\_THE\\_ORBIT\\_OF\\_GOAT\\_Capra\\_hircus\\_OF\\_MIZORAM](https://www.researchgate.net/publication/329139647_MORPHOMETRICAL_STUDIES_ON_THE_ORBIT_OF_GOAT_Capra_hircus_OF_MIZORAM)
- Costa, M., Mateus, R. P., & Moura, M. O. (2015). Constant fluctuating asymmetry but not directional asymmetry along the geographic distribution of *Drosophila*

- antonietae (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 59(4), 337-342. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2015.09.004>
- Denion, E., Hitier, M., Levieil, E., & Mouriaux, F. (2015). Human rather than ape-like orbital morphology allows much greater lateral visual field expansion with eye abduction. *Scientific Reports*, 5(February), 1-14. <https://doi.org/10.1038/srep12437>
- Doptis/Shutterstock. (2018). *Mandrill. Colorful primates of Africa*. <https://www.aboutanimals.com/mammal/mandrill/>
- Films, D. (2013). *Drill baby drill! The fate of African biodiversity and the monkey you've never heard of*. <https://news.mongabay.com/2013/05/drill-baby-drill-the-fate-of-african-biodiversity-and-the-monkey-youve-never-heard-of/>
- Fleagle, J. G. (2013). Primate Adaptation And Evolution. En *Elsevier* (Third Edit). [https://books.google.es/books?id=--PNXm0q2O8C&pg=PA5&hl=ca&source=gb\\_s\\_selected\\_pages&cad=2#v=onepage&q&f=false](https://books.google.es/books?id=--PNXm0q2O8C&pg=PA5&hl=ca&source=gb_s_selected_pages&cad=2#v=onepage&q&f=false)
- Gadsby, L., Cronin, D., Astaras, C., & Imong, I. (2020). *Mandrillus leucophaeus*, *Drill*. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T12753A17952490.en>
- Gevaert, E. (2020). *FEMALE SILVERBACK GORILLA*. <https://pixers.us/plush-blankets/female-silverback-gorilla-33507911>
- Ginot, S., Agret, S., & Claude, J. (2018). Bite Force Performance, Fluctuating Asymmetry and Antisymmetry in the Mandible of Inbred and Outbred Wild-Derived Strains of Mice (*Mus musculus domesticus*). *Evolutionary Biology*, 45(3), 287-302. <https://doi.org/10.1007/s11692-018-9450-2>
- Gorillas-World. (2015). *MACHO ESPALDA PLATEADA*. Septiembre. <https://www.gorillas-world.com/es/macho-espalda-plateada/>
- Graue, G., & Graue, E. (2015). Capítulo 28: La órbita y sus alteraciones. En *Oftalmología en la práctica de la medicina general* (4a ed.). McGraw-Hill Interamericana de España S.L. <https://accessmedicina.mhmedical.com/content.aspx?bookid=1498&sectioni>

d=99962790

- Gron, K. (2009a). *Primate Factsheets: Drill (Mandrillus) Behavior*.  
<https://primate.wisc.edu/primate-info-net/pin-factsheets/pin-factsheet-drill/#behavior-sociality>
- Gron, K. (2009b). *Primate Factsheets: Drill (Mandrillus) Taxonomy, Morphology, & Ecology*.  
<https://primate.wisc.edu/primate-info-net/pin-factsheets/pin-factsheet-drill/#evolution-ecology>
- Holló, G. (2015). A new paradigm for animal symmetry. *Interface Focus*, 5(6).  
<https://doi.org/10.1098/rsfs.2015.0032>
- Jaramillo, N. (2011). Morfometría geométrica : principios teóricos y métodos de empleo . En O. Triana Chávez, A. M. Mejía Jaramillo, & A. M. Gómez Palacio (Ed.), *Fronteras de investigación en enfermedades infecciosas. Modelo enfermedad de Chagas*. (p. 69-87). Universidad de Antioquia.  
[https://www.researchgate.net/publication/237522938\\_Morfometria\\_geometrica\\_principios\\_teoricos\\_y\\_metodos\\_de\\_empleo](https://www.researchgate.net/publication/237522938_Morfometria_geometrica_principios_teoricos_y_metodos_de_empleo)
- Klingenberg, C. P. (2003). A developmental perspective on developmental instability: theory, models and mechanisms. En *Developmental instability: causes and consequences*.  
[https://www.researchgate.net/publication/228807134\\_A\\_developmental\\_perspective\\_on\\_developmental\\_instability\\_theory\\_models\\_and\\_mechanisms](https://www.researchgate.net/publication/228807134_A_developmental_perspective_on_developmental_instability_theory_models_and_mechanisms)
- Klingenberg, C. P. (2015). Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: Concepts, methods, and applications. *Symmetry*, 7, 843-934.  
<https://doi.org/10.3390/sym7020843>
- Klingenberg, C. P. (2019). *Klingenberg lab. MorphoJ*.  
[https://morphometrics.uk/MorphoJ\\_page.html](https://morphometrics.uk/MorphoJ_page.html)
- Klingenberg, C. P., Badyaev, A. V., Sowry, S. M., & Beckwith, N. J. (2001). Inferring developmental modularity from morphological integration: Analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *American Naturalist*, 157(1), 11-23. <https://doi.org/10.1086/317002>
- Klingenberg, C. P., Barluenga, M., & Meyer, A. (2002). Shape analysis of symmetric

- structures: Quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56(10), 1909-1920. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00117.x>
- Klingenberg, C. P., & McIntyre, G. S. (1998). Geometric Morphometrics of Developmental Instability : Analyzing Patterns of Fluctuating Asymmetry with Procrustes Methods. *Society for the Study of Evolution*, 52(5), 1363-1375. <https://www.jstor.org/stable/pdf/2411306>
- Kowalewski, M., Urbani, B., Tejedor, M., & Oklander, L. (2016). Explorando al orden primates: La primatología como disciplina Bioantropológica. En *Introducción a la Antropología Biológica* (Número March, p. 121-173). <https://www.researchgate.net/publication/298785235%0D>
- Lang, K. A. C. (2005a). *Primate Factsheets: Gorilla (Gorilla) Behavior*. <https://primate.wisc.edu/primate-info-net/pin-factsheets/pin-factsheet-gorilla/#behavior-sociality>
- Lang, K. A. C. (2005b). *Primate Factsheets: Gorilla (Gorilla) Taxonomy, Morphology, & Ecology* . <https://primate.wisc.edu/primate-info-net/pin-factsheets/pin-factsheet-gorilla/#evolution-ecology>
- Lieger, O., Schaub, M., Taghizadeh, E., & Büchler, P. (2019). How Symmetrical Are Bony Orbits in Humans? *Journal of Oral and Maxillofacial Surgery*, 77(1), 118-125. <https://doi.org/10.1016/j.joms.2018.08.018>
- Maisels, F., Bergl, R. A., & Williamson, E. A. (2018). *Gorilla gorilla, Western Gorilla (amended version of 2016 assessment)*. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T9404A136250858.en>
- Mizumori, T., Tsubakimoto, T., Iwasaki, M., & Nakamura, T. (2003). Masticatory laterality - Evaluation and influence of food texture. *Journal of Oral Rehabilitation*, 30(10), 995-999. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2842.2003.01086.x>
- Neaux, D., Guy, F., Gilissen, E., Coudyzer, W., Vignaud, P., & Ducrocq, S. (2013). Facial Orientation and Facial Shape in Extant Great Apes: A Geometric Morphometric Analysis of Covariation. *PLOS ONE*, 8(2), 1-13.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057026>

O'Connell, A. (2020). *What primate? A cranial identification key for Asian primates*.  
<http://www.whatprimate.com/key/>

Palmer, A. R. (1996). *From symmetry to asymmetry: Phylogenetic patterns of asymmetry variation in animals and their evolutionary significance* (Vol. 93).  
<https://doi.org/10.1073/pnas.93.25.14279>

Parés-Casanova, P.-M., Ardiaca, J., & Martínez-Silvestre, A. (2020). Directional asymmetry in yellow-bellied sliders (*Trachemys scripta scripta*) (schoepff 1792). *Herpetology Notes*, 13(August), 587-592.

Parés-Casanova, P.-M., Bakar, A., Morilla-Gorgot, C., & Onar, V. (2020). Lower palatine developmental instability in hybrid Old World camelids. *Journal of Advanced Veterinary and Animal Research*, 7(4), 663-668.  
<https://doi.org/10.5455/javar.2020.g465>

Parés-Casanova, P.-M., & Bravi, R. (2014). Directional and fluctuating asymmetries in domestic sheep skulls. *Journal of Zoological and Bioscience Research*, 1(2), 11-17.  
[https://www.researchgate.net/publication/263279493\\_Directional\\_and\\_fluctuating\\_asymmetries\\_in\\_domestic\\_sheep\\_skulls](https://www.researchgate.net/publication/263279493_Directional_and_fluctuating_asymmetries_in_domestic_sheep_skulls)

Parés-Casanova, P.-M., & Cabello, M. (2020). Patterns of mandibular asymmetries in two types of companion rabbits. *Journal of Veterinary Medicine Series C: Anatomia Histologia Embryologia*, 49(2), 227-232.  
<https://doi.org/10.1111/ahe.12517>

Parés-Casanova, P.-M., Castel-Mas, L., & Jones-Capdevila, K. N. (2020). Asymmetries of forelimb digits of young cattle. *Veterinary Sciences*, 7(7), 10.  
<https://doi.org/10.3390/VETSCI7030083>

Pérez Padilla, A., Pérez Gil, E., Pallarès Miralles, N., Llecha Jofre, C., & Nogales Peral, A. (2013). *Ética y bienestar de los animales en los parques zoológicos [Recurs electrònic]* / Alba Pérez Padilla ... [et al.].  
<https://ddd.uab.cat/pub/trerecpro/2012/103274/zoos.pdf>

Pertoldi, C., Kristensen, T. N., Andersen, D. H., & Loeschcke, V. (2006). Developmental

- instability as an estimator of genetic stress. *Heredity*, 96(2), 122-127.  
<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800777>
- Powell, V., Esteve-Altava, B., Molnar, J., Villmoare, B., Pettit, A., & Diogo, R. (2018). Primate modularity and evolution: first anatomical network analysis of primate head and neck musculoskeletal system. *Scientific Reports*, 8, 1-10.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-20063-3>
- Ruoso, C. (2015). *Drill (Mandrillus leucophaeus) young female in tree, Pandrillus Sanctuary, Nigeria*. <https://www.naturepl.com/stock-photo-drill-mandrillus-leucophaeus-young-female-in-tree-pandrillus-image01508655.html>
- Salas, J. (2020). *Asimetria ocular en diferents grups taxonòmics d'aus*. Universitat de Lleida.
- Salas, M., & Manteca, X. (2017). Visitor effect on zoo animals. *Zoo Animal Welfare Education Centre*, 5(December), 1-2.
- Schmittbuhl, M., Le Minor, J. M., Allenbach, B., & Schaaf, A. (1999). Shape of the orbital opening: Individual characterization and analysis of variability in modern humans, Gorilla gorilla, and Pan troglodytes. *Annals of Anatomy*, 181(3), 299-307. [https://doi.org/10.1016/S0940-9602\(99\)80049-1](https://doi.org/10.1016/S0940-9602(99)80049-1)
- Slice, D. E. (2007). Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology*, 36, 261-281. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.34.081804.120613>
- Smith, D. R., Crespi, B. J., & Bookstein, F. L. (1997). Fluctuating asymmetry in the honey bee, *Apis mellifera*: effects of ploidy and hybridization. *Journal of Evolutionary Biology*, 10(4), 551-574. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10040551.x>
- Stringini, A. (2014). *Morometria Geométrica: estudo de assimetria em crâneos ovinos de tres diferentes áreas geográficas catalanas* [Universitat de Lleida]. <http://hdl.handle.net/10459.1/48977>
- Suresh, G., Anil, C., Chakravarthy, V. G., Vizia, M., & Kishore, T. (2018). Device to Take Facial Photographs in Frankfort Horizontal Plane in a Standardized Manner at Repeated Intervals. *Journal of Indian Orthodontic Society*, 52(1), 17-21.  
[https://doi.org/10.4103/jios.jios\\_167\\_15](https://doi.org/10.4103/jios.jios_167_15)

- Torcida, S., Gonzalez, P., & Lotto, F. (2016). A resistant method for landmark-based analysis of individual asymmetry in two dimensions. *Quantitative Biology*, 4(4), 270-282. <https://doi.org/10.1007/s40484-016-0086-x>
- Torcida, S., & Pérez, I. (2012). Análisis de procrustes y el estudio de la variación morfológica. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 14(1), 131-141. <https://doi.org/10.17139/raab.2012.0014.1>.
- Villalobos-Leiva, A., & Benítez, H. A. (2020). Morfometría Geométrica y sus Nuevas Aplicaciones en Ecología y Biología Evolutiva. Parte 2. *Int. J. Morphol*, 38(6), 1818-1836. <https://life.bio.sunysb.edu/>
- Vinyard, C. J., Wall, C. E., Williams, S. H., & Hylander, W. L. (2008). Patterns of variation across primates in jaw-muscle electromyography during mastication. *Integrative and Comparative Biology*, 48(2), 294-311. <https://doi.org/10.1093/icb/icn071>
- Webster, M., & Sheets, H. D. (2010). A Practical Introduction to Landmark-Based Geometric Morphometrics. *The Paleontological Society Papers*, 16(January 2010), 163-188. <https://doi.org/10.1017/s1089332600001868>
- Wilkins, J. S. (2015). Gods Above: Naturalizing Religion in Terms of our Shared Ape Social Dominance Behavior. *Sophia*, 54(1), 77-92. <https://doi.org/10.1007/s11841-015-0461-5>
- Zelditch, M. L., Wood, A. R., Bonett, R. M., & Swiderski, D. L. (2008). Modularity of the rodent mandible: Integrating bones, muscles, and teeth. *Evolution and Development*, 10(6), 756-768. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2008.00290.x>